INFLUENCE DU PHOTOPÉRIODISME SUR LA MYCORRHIZATION DE JEUNES CONIFÈRES

par Bernard BOULLARD.

A. Introduction.

Tout végétal a des besoins multiples mais on a coutume de vanter la relative indépendance des autotrophes dominant, conditionnant la survie des hétérotrophes. Parfois même, minimisant les autres aspects de leurs besoins nutritifs, on se montre assez catégorique pour dire que, hormis le CO_2, la Plante Supérieure a besoin de sels minéraux, cependant que les glucides préfabriqués seraient la « planche de salut » des Champignons. Limiter ainsi les besoins alimentaires des uns et des autres à ces deux groupes de substances c'est, à son insu parfois, évoquer des échanges depuis longtemps supposés, et en partie démontrés, qui s'effectuent au niveau de ces organes mixtes que sont les mycorrhizes.

La photosynthèse peut, chez la plante verte, connaître une intensité telle que, dans les organes souterrains s'accumulent des glucides. C'est notamment le cas lorsque, le phosphore étant présent dans le sol en quantité convenable, la lumière est largement dispensée. Il convient en outre que le milieu ne soit pas trop riche en azote assimilable sinon les glucides excédentaires sont bientôt impliqués dans la constitution d'acides aminés.

Pour citer ici un exemple rappelons que, chez le jeune *Pinus Cembra*, Tranquillini vient de dresser un bilan carboné complet (d'après Roussel, *in litt.*). Tranquillini a reconnu que, pour 100 g de carbone absorbé, l'arbre en rejette 38 (par la respiration), en emploie 20 (pour sa croissance) et partage le reste entre la mise en réserve et la nourriture de ses symbiotes fongiques.

Nous voici parvenu au cœur du problème qui nous préoccupera dans cette note : les liens qui existent entre la lumière et la constitution de complexes mycorrhiziens. Dans plusieurs de nos publications (1958, 1959, et surtout 1960) nous avons récapitulé avec assez de soin les acquisitions successives relatives à cette question pour nous éviter ici de longuement commenter les travaux antérieurs.

B. Bref historique.

Ainsi que nous l'avons fait dans le rapport que nous avons présenté à Weimar en avril 1960, nous dissocierons dans cette évocation succincte :

1) les liens entre l'*intensité* lumineuse et l'intensité de la mycorrhization.

2) les relations entre la *photopériode* et la constitution de complexes.

Travaux mettant en évidence le rôle de l'intensité lumineuse dans la formation des mycorrhizes

Auteurs	Année	Végétaux étudiés	Complexes endotrophes	Complexes ectotrophes
Peyronel	1939	Plantes herbacées diverses	+	
Peyronel	1940	Plantes herbacées diverses	+	
Baylis	1954	*Pernettya macrostigma*	+	
Boullard	1957	Diverses Polypodiacées	+	
Schrader	1958	*Pisum sativum*	+	
Gast	1936	*Pinus silvestris*		
Hatch	1937	*Pinus silvestris*		+
Harley	1939	*Fagus silvatica*		+
Björkman	1940	*Pinus silvestris*		+
		Picea excelsa		+
Warren - Wilson	1951	*Fagus silvatica*		+
Baylis	1954	*Nothofagus menziesii*		+
Björkman	1954	Divers Pins		+
Wenger	1955	*Pinus taeda*		+
Harley et Waid	1955	*Fagus silvatica*		+
Hacskaylo et Snow	1959	*Pinus virginiana*		+
		Pinus strobus		+
		Pinus taeda		+

Travaux mettant en évidence le rôle de la photopériode dans la formation des mycorrhizes

Auteurs	Année	Végétaux étudiés	Complexes endotrophes	Complexes ectotrophes
Peyronel	1939	Végétaux des grottes	+	
Boullard	1958	*Aster Tripolium*	+	
		Hedera Helix	+	
Boullard	1959	*Aster Tripolium*	+	
Wassink et Wiersma	1955	*Pinus silvestris*		+
Hacskaylo et Snow	1959	*Pinus virginiana*		+
		Pinus strobus		+
		Pinus taeda		+
Boullard	1960	*Pinus pinaster*		+

Il n'est pas inutile de rappeler que plusieurs auteurs ont mis en évidence un synchronisme parfait entre le développement des premières aiguilles ou des premières feuilles (ébauches d'appareil assimilateur), et l'apparition des complexes mycorrhiziens. Ce sont : HUBERMANN (1940) chez divers Pins, ROBERTSON (1955) chez le Pin sylvestre, HARLEY et WAID (1955) chez le Hêtre.

C. Méthodes d'étude, dispositif expérimental.

La plupart des observations antérieures avaient été effectuées dans la nature sur des plantes croissant librement, ou recevant un éclairage d'appoint, ou bien encore recouvertes par des écrans réduisant plus ou moins l'intensité de la lumière parvenant jusqu'à elles. Nous avons effectué nos essais au laboratoire, en cases de culture, en cultivant les plantules en pots, à raison d'un seul plant par pot. Nous nous sommes efforcé de rendre les conditions uniformes, mises à part les durées d'éclairement quotidien, objet de nos recherches.

1. Origine des graines.

Nous avons toujours accordé une certaine importance à l'origine des lots de graines que nous avons semées. Nul n'ignore que les réponses photopériodiques des plantules, puis des plants, dépendent de la latitude de la région d'origine des semences.

2. Sols utilisés.

Afin de mieux juger des caractères propres aux plants ayant constitué des mycorrhizes, nous avons entrepris une double série de cultures :

— les unes furent conduites sur des sols propices à la constitution de complexes. Nous avons pour cela, soit collecté directement de l'humus bien décomposé en sous-bois de l'essence de résineux étudiée (nos exp. 6a, 6b, 7a, 7b, 9), soit fait appel à des cultures pures de champignons mycorrhizogènes que nous avons intimement mélangées au sol servant à remplir les pots (exp. 8). Des cultures d'*Ixocomus variegatus*, d'*I. granulatus*, de *Xerocomus badius*, aimablement fournies par M. JACQUIOT que nous remercions vivement, furent ainsi utilisées.

— d'autres cultures furent entreprises sur un sol en principe dépourvu de champignons mycorrhizogènes. Nous avons collecté à cet effet, soit un sable enrichi en humus au niveau d'une dune fixée, loin de tout peuplement d'essences forestières (nos exp. 1a, 1b, 2, 4, 5), soit un sol agricole laissé en jachère (exp. 3). Les sujets ayant crû sur ces sols devaient nous servir de témoins pour juger des seuls effets de la photopériode, indépendamment de toute mycorrhization.

3. Sources de lumière et conditions de milieu.

Comme pour nos premiers essais (BOULLARD 1958, 1959) nous avons utilisé des tubes fluorescents « PHYTOR III C R H Lg » mis au point par le Prof. BOUILLENNE (1952, 1955). Groupés par 4 ces tubes

constituent des ensembles appelés PHYTOREL qui dispensent un éclairement, au milieu du dispositif, de 4040 lux à 32 cm. C'est à cette distance des tubes que nous avons sensiblement maintenu nos plantules en expérience.

Nous avons réglé nos arrosages de telle manière que l'humidité relative oscille régulièrement entre 55 et 85 %. En ce qui concerne la température, un dispositif de régulation assurait dans les cases un balancement quotidien d'une amplitude de 8°C. environ (entre 20 et 28°C). Loin de nuire aux plants cette oscillation thermique favoriserait au contraire leur développement. KRAMER (1957) a montré que, chez le *Pinus taeda,* un écart de 12 à 13°C entre les températures diurne et nocturne était à recommander alors qu'une température constante serait à proscrire.

4. **Photopériodes réalisées.**

Disposant d'un lot de cases dont l'éclairage est commandé par autant d'horloges de coupure, nous avons pu répartir nos plants en expérience entre les diverses photopériodes suivantes que nous désignerons, par la suite, pour plus de simplicité, par les expressions : plants en 8 h, plants en 12 h, etc...

Photopériodes	Répartition des périodes de lumière et d'obscurité
24 heures.	éclairage ininterrompu
20 heures.	"jours" de 20 h alternant avec des "nuits" de 4 h
16 heures.	"jours" de 16 h alternant avec des "nuits" de 8 h
12 heures.	"jours" de 12 h alternant avec des "nuits" de 12 h
8 heures.	"jours" de 8 h alternant avec des "nuits" de 16 h

5. **Le comptage des racines.**

Le comptage est assez facile à réaliser bien qu'il faille parfois recourir à la loupe binoculaire, voire au microscope. Toute racine ne dépassant pas 5 mm est « courte » ; si elle mesure plus de 5 mm elle est « longue ». Au sein des racines courtes, s'il est aisé de reconnaître celles impliquées dans la constitution de complexes appartenant aux sous-types A, D, G, I, L,... il n'en est pas de même pour les mycorrhizes des sous-types B ou F par exemple et, parfois, l'examen microscopique s'impose pour pouvoir affirmer d'après les coupes transversales, s'il s'agit réellement d'une mycorrhize et non d'une racine banale.

Toute extrémité de racine est comptée séparément comme le recommande BJÖRKMAN. Ainsi au niveau d'un amas coralloïde, nous compterons 8.. 10.. 20 mycorrhizes. Nous avons déjà justifié par ailleurs (BOULLARD, 1960) cette façon de procéder.

Il convient enfin de préciser que tous les pourcentages inclus dans nos tableaux correspondent à des moyennes établies après l'étude du système racinaire de 5, 8, 10 pieds du même lot, selon les cas. Ce

Exp n°	Espèces étudiées	Origine des semences	Dates des semis	Plantules soumises à des photopériodes de : (en heures)					à partir du	Date de récolte	Age depuis le semis	Durée du traitement
1 a	*Cedrus atlantica*	Senoual (Maroc)	16-3-59	8	12	16	--	24	13-5-59	31- 8-59	22 sem.	14 sem.
1 b	*Cedrus atlantica*	Senoual (Maroc)	16-3-59	8	12	16	--	24	13-5-59	26-10-59	30 sem.	22 sem.
2	*Pinus silvestris*	Calvados	19-4-58	8	12	16	--	--	19-5-58	15-12-58	31 sem.	29 sem.
3	*Pinus silvestris*	Nancy	9-9-59	8	12	16	--	24	28-9-59	2- 7-60	42 sem.	39 sem.
4	*Pinus pinaster*	Landes	19-4-58	8	12	16	--	--	20-5-58	15-12-58	31 sem.	29 sem.
5	*Pinus pinaster*	Landes	18-2-59	8	12	16	--	24	18-3-59	18- 1-60	44 sem.	40 sem.
6 a	*Pinus pinaster*	Landes	8-1-60	8	12	16	20	24	29-1-60	2- 7-60	25 sem.	22 sem.
6 b	*Pinus pinaster*	Landes	8-1-60	8	12	16	20	24	29-1-60	2- 7-60	25 sem.	22 sem.
7 a	*Pinus pinaster*	Corse	21-2-59	8	12	16	--	24	18-3-59	30- 8-59	24 sem.	22 sem.
7 b	*Pinus pinaster*	Corse	21-2-59	-	12	16	--	24	18-3-59	26-10-59	32 sem.	30 sem.
8	*Pinus pinaster*	Landes	10-9-59	8	12	16	--	24	28-9-59	2- 7-60	42 sem.	39 sem.
9	*Pinus silvestris*	Massif Central	8-1-60	8	12	16	20	24	22-1-60	2- 7-60	25 sem.	23 sem.

nombre peut paraître bien réduit, que l'on sache pourtant que 5 pieds de *Pinus pinaster*, âgés de 42 semaines possèdent au total 5000 racines courtes environ, dont un certain nombre exigent l'examen microscopique !

D. Caractéristiques des plants étudiés.

Dans le tableau ci-joint nous avons regroupé tous les renseignements relatifs à l'origine des graines utilisées et à l'évolution chronologique de nos expériences.

Pendant toute la durée de l'expérience 6 b les pots furent recouverts par un disque opaque traversé en son centre par l'axe hypocotylé du jeune plant.

E. Nos résultats d'expériences.

I. — Expériences conduites sur des sols dépourvus *a priori* de Champignons mycorrhizogènes.

EXPÉRIENCE 1. Cultures de *Cedrus atlantica* sur sol de dune fixée.

Photopériodes réalisées	8 h		12 h		16 h		24 h	
	Exp. la	Exp. lb	Exp. la	Exp. lb	Exp. la	Exp. lb	Exp. la	Exp. lb
Longueur totale des racines longues (mm)	275	290	720	810	270	470	1900	1700
Nombre de racines courtes	12	20	32	51	55	66	139	71

EXPÉRIENCE 2. Cultures de *Pinus pinaster* sur sol de dune fixée.

Photopériodes réalisées	8 h	12 h	16 h
Nombre moyen d'aiguilles par plant	22	37	46
Longueur totale des racines longues (en mm)	200	460	660
Nombre de racines courtes	80	300	545

EXPÉRIENCE 3. Cultures de *Pinus silvestris* sur sol laissé en jachère.

1°) *Aspect des plants le 21 novembre 1959 après 7 semaines de traitement en photopériodes variées :*

plants en 8 heures :

au sommet de plantules chétives le bourgeon foliaire ne manifeste aucun développement.

plants en 12 heures :

la croissance juvénile est pratiquement nulle. Ces plants sont déjà nettement « en retard » sur les plants soumis à des photopériodes plus longues.

plants en 16 heures :

la croissance juvénile de ces jolies plantules atteint 3 à 7 mm et chaque sujet possède de 24 à 36 aiguilles secondaires.

plants en 24 heures :

très comparables aux sujets élevés en 16 heures, ces plants semblent encore plus robustes.

Quelle que soit la photopériode nous n'avons en aucun cas observé la présence de mycorrhizes.

2°) *Caractères des plants en fin d'expérience après 39 semaines de traitement :*

plants en 8 heures :

toujours chétives ces plantules ne montrent aucune mycorrhization.

plants en 12 heures :

des ébauches de ramifications latérales sont maintenant bien nettes et des aiguilles secondaires se forment. Quelques très rares complexes pseudomycorrhiziens se sont constitués.

plants en 16 heures :

de nombreuses aiguilles secondaires (24 en moyenne) caractérisent ces plants vigoureux dont la croissance juvénile se traduit par une pousse de 15 à 20 mm sans qu'aucune mycorrhize se soit constituée.

plants en 24 heures :

l'appareil aérien remarquable de ces plants compte jusqu'à 52 paires d'aiguilles longues s'insérant sur une pousse de 15 à 25 mm. Au niveau d'un riche appareil souterrain quelques complexes pseudomycorrhiziens se sont constitués.

EXPÉRIENCE 4. Cultures de *Pinus pinaster* sur sol de dune fixée.

Photopériodes réalisées	8 h	12 h	16 h
Taille moyenne des plants (en mm)	53	62	56
Longueur totale des racines longues (en mm)	200	450	1400
Nombre de racines courtes	70	212	530

Expérience 5. Cultures de *Pinus pinaster* sur sol de dune fixée.

Photopériodes réalisées	12 h	16 h	24 h
Longueur totale des racines longues (en mm).	1210	2760	6650
Nombre de racines courtes....................	671	1426	3307

II. — Expériences conduites sur des sols pourvus de Champignons mycorrhizogènes.

Expérience 6. Cultures de *Pinus pinaster* sur sol prélevé dans une station de pin maritime.

Expérience 6 a.

Photopériodes réalisées	Aspect des plants lors de leur récolte	Nombre total de racines courtes	Nombre de mycorrhizes	Pourcentage de mycorrhizes
8 h	Très mal enracinés croissance juvénile : 20 mm	21	0	0
12 h	Plants bien proportionnés ; amorces de ramifications ; quelques aiguilles secondaires	150	10	7
16 h	Plants très vigoureux ; nettes ramifications ; quelques paires d'aiguilles secondaires.	599	161	26,8
20 h	Plants de vigueur intermédiaire entre plants de 12 h et plants de 16 h	574	119	20,7
24 h	Plants de vigueur comparable à celle des plants de 16 h ; riches appareils racinaires	779	140	17,9

Expérience 6 b.

Photopériodes réalisées	Aspect des plants lors de leur récolte	Nombre total de racines courtes	Nombre de mycorrhizes	Pourcentage de mycorrhizes
8 h	Identique aux plants de 8 h dans l'expérience 6 a	39	0	0
12 h	Partie aérienne mieux développée qu'en 12 h dans l'expérience 6 a	389	141	36,1
16 h	Identique aux plants de 16 h dans l'expérience 6 a	500	184	36,8
24 h	Plants de vigueur intermédiaire entre les sujets de 12 h et ceux de 16 h de cette expérience	425	126	29,7

EXPÉRIENCE 7. Cultures de *Pinus pinaster* sur sol prélevé dans une station de pin maritime.

Photopériodes réalisées	8 h		12 h	
	Exp. 7a	Exp. 7b	Exp. 7a	Exp. 7b
Longueur totale des racines longues (mm)	340	413	495	535
Nombre de racines courtes	120	142	125	178
Nombre de mycorrhizes	0	0	0	30
Pourcentage de mycorrhizes	0	0	0	16,8
Photopériodes réalisées	**16 h**		**24 h**	
	Exp. 7a	Exp. 7b	Exp. 7a	Exp. 7b
Longueur totale des racines longues (mm)	900	1700	1330	2470
Nombre de racines courtes	405	680	787	1008
Nombre de mycorrhizes	69	193	389	557
Pourcentage de mycorrhizes	17	28,3	49,4	55,2

EXPÉRIENCE 8. Cultures de *Pinus pinaster* sur humus enrichi en espèces mycorrhizogènes (addition de cultures de divers Bolets).

1°) *Aspect des plants le 21 novembre 1959 après 7 semaines de traitement en photopériodes variées.*

plants en 8 heures :

tous les plants ont leurs cotylédons bien verts et un joli bourgeon terminal mais ne manifestent aucune croissance.

plants en 12 heures :

une pousse de 4 à 5 mm s'élève au milieu des cotylédons mais il n'y a encore aucune ébauche visible de ramifications latérales.

plants en 16 heures :

la croissance juvénile des plants est plus marquée et des ébauches de ramifications latérales sont nettes.

plants en 24 heures :

ils sont très vigoureux, très verts avec de nettes ramifications latérales.

2°) *Mycorrhization des plants après 15 semaines de traitement en photopériodes variées :*

Les plants se révélaient déjà :

— totalement dépourvus de mycorrhizes en 8 h et 12 h

— très chichement mycorrhizés en 16 heures

— mieux pourvus en complexes en 24 heures.

3°) *Caractères des plantules en fin d'expérience après 39 semaines de traitement :*

Photo-périodes réalisées	Aspect des plants lors de leur récolte	Nombre total de racines courtes	Nombre de mycorrhizes	Pourcentage de mycorrhizes
8 h	Plants chétifs, moribonds ; aucune aiguille secondaire	35	0	0
12 h	Bon enracinement mais appareil aérien insuffisant ; quelques aiguilles secondaires	591	59	10
16 h	Jolis plants, bien proportionnés	973	415	42,6
24 h	Bel appareil aérien à nombreuses aiguilles secondaires	1412	591	41,8

Expérience 9. Cultures de *Pinus silvestris* sur humus prélevé dans une station de Pin sylvestre.

Photo-périodes réalisées	Aspect des plants lors de leur récolte	Nombre total de racines courtes	Nombre de mycorrhizes	Pourcentage de mycorrhizes
8 h	Petit bourgeon terminal ; aucune croissance juvénile	44	0	0
12 h	Nette croissance juvénile : pousse de 6 mm environ ; rares aiguilles secondaires	80	10	12
16 h	Forte croissance juvénile : 10 à 15 mm ; quelques aiguilles secondaires (12 en moyenne)	283	118	41,6
20 h	Plants de vigueur comparable à celle des sujets de 16 h	337	106	31,4
24 h	Plants très vigoureux ; 16 à 20 aiguilles secondaires par plant.	539	217	40,1

F. Discussion.

I. La notion d'éclairage supplémentaire :

En utilisant l'expression « faire varier les conditions de lumière » on fait généralement allusion à des modifications de nature bien différente. Quand on a recours à l'ombrage des plants, seule l'*intensité* lumineuse est affectée, mais, dès qu'une lumière supplémentaire est

prodiguée à des cultures pour allonger la durée normale des jours, c'est alors la *photopériode* qui change. En fonction de l'intensité de ces « sources supplémentaires » de lumière, la période quotidienne de photosynthèse active des plants sera ou non allongée. On peut effectivement induire un effet photopériodique sans que la photosynthèse s'exerce, en ayant recours pour cela à un éclairage suffisamment peu intense ; utilisant successivement des sources de 70.000 lux puis de 500 lux, VAARTAJA (1954) a réalisé ces premières conditions. Les réactions de la photosynthèse se poursuivent par contre si le jour normal est allongé par une source lumineuse de forte intensité. Cet éclairage supplémentaire peut d'ailleurs être dispensé soit en continuité avec le « jour » normal qu'il « allonge », soit durant la phase obscure, au cours de la « nuit » qu'il « fractionne ».

Si nous vantons en conclusion de cette note les mérites des « jours longs » c'est en sous-entendant que l'on fasse appel à des sources de lumière d'intensité *élevée* et constante, donc aptes à induire la photosynthèse pendant une plus longue période quotidienne. En effet les résultats obtenus en 1959 par HACSKAYLO et SNOW indiquent nettement que la fourniture d'une lumière de *faible* intensité en vue « d'allonger » la photopériode naturelle ne modifie guère le pourcentage de mycorrhization des *Pinus taeda* et *virginiana* et provoque même la raréfaction des complexes constitués par le *Pinus strobus !*

La plantule étant correctement alimentée en azote c'est en la soumettant à une photopériode de 16 heures que sa croissance en hauteur, le diamètre de ses tiges, le développement de son appareil racinaire, sa mycorrhization, sont les meilleurs (résultats obtenus chez les *Pinus taeda* et *virginiana* par HACSKAYLO et SNOW).

II. Intensité lumineuse et rendement de la photosynthèse :

Nombre d'espèces ne requièrent pas nécessairement des conditions de « plein découvert » (100 % de la lumière du jour), pour que leur photosynthèse soit maximale. Maintes essences arborescentes ont atteint leur rendement maximum bien en-dessous de ce pourcentage. Nous avons déjà fait allusion (BOULLARD, 1960) aux travaux relatifs à cette question. Qu'il nous suffise d'ajouter que la tolérance d'une essence à la réduction de l'intensité lumineuse est variable avec l'espèce considérée. Peu tolérant serait le Hêtre chez lequel une réduction de 20 % de l'intensité lumineuse serait déjà préjudiciable (HARLEY, 1939), beaucoup plus souple s'avèrerait le Sapin (ROUSSEL, 1954).

III. Longueur du jour et croissance des plants :

Etudiant la mycorrhization de l'*Aster Tripolium* nous avons souligné que, si les plants élevés en jours courts (8 h) s'étiolent, ceux de jours continus (24 h) se font remarquer par leur taille plus réduite et leurs feuilles moins développées que chez les plants de 16 heures. Chez le *Pinus elliottii*, BOURDEAU (1959) a cependant soutenu que la photopériode optimale est 24 h. Cela est possible si l'on se réfère à la croissance seule... et dans le cas du Pin en expérience, Mais il est pro-

bable que, du point de vue qui nous préoccupe, les plants d'*autres espèces* de Pins élevés en 14 ou en 16 heures se trouvent dans des conditions optimales pour eux. Même si leur croissance n'y est pas maximale, encore que chez les *Pinus taeda, silvestris* et *virginiana* elle soit continue pour des jours de 16 h (vitesse d'élongation de la tige = vitesse d'initiation des nouvelles structures), il se développerait dans ces conditions un nombre très suffisant d'aiguilles pour que la surface assimilatrice soit largement suffisante elle aussi.

Entre 16 heures (photopériode qui nous satisfait dans nos expériences) et 20 heures (photopériode que WAREING juge optimale chez le Pin sylvestre) nous reconnaissons que la suprématie n'est pas toujours tranchée. Mais il n'est aucunement question de faire du « jour continu » la photopériode optimale.

IV. La teneur en sucres des racines, facteur de mycorrhization.

Il est inutile de rappeler longuement ici les résultats devenus classiques des recherches de BJÖRKMAN (1949). Nous soulignerons seulement le fait que les racines de Pin d'un an élevés en conditions extrêmes (fort ombrage ou éclairement intense) renferment peu de sucres. Les produits de la photosynthèse sont rapidement transformés en protides... aux dépens du stockage d'hydrates de carbone en surplus, et la mycorrhization s'en ressent !

Apparemment indirect, le rôle joué par la latitude n'est pas moins important. Dans les pays nordiques se réalisent naturellement, à certaines époques de l'année, de longues photopériodes sous une intensité moyenne. Ces conditions contribuent sans doute à favoriser une intense accumulation de glucides. Faut-il également rappeler que, cultivés en jours de 12 heures, les plants de Pin sylvestres issus de graines du Nord croissent plus mal que celles obtenues à partir de graines de France !

Au nombre des facteurs susceptibles d'influencer la durée quotidienne d'assimilation des plants, et donc leur mycorrhization, nous devons souligner le rôle, apparemment secondaire, mais pourtant non négligeable, des coupes convenablement réparties en forêts, de la pente des sols boisés déterminant l'orientation des peuplements, de leur altitude, etc...

S'il en était besoin nous recommanderions une fois de plus, avec VAARTAJA (1959) de considérer lors des introductions d'exotiques le photoclimat en même temps que le thermoclimat. Il n'est en effet pas indifférent qu'une plantule dispose ou non d'un excédent de glucides. La mycorrhization correcte en dépend et, ne fut-ce qu'en montagne, le rôle des mycorrhizes assurant le salut des plants de *Pinus mughus* dans les monts Tatras ou de divers Conifères sur les pentes du Tyrol, n'est plus à démontrer. Encore faut-il que la souche de champignon offerte aux plants soit adaptée à l'altitude, problème d'acclimatation auquel s'emploie, avec bonheur, notre collègue MOSER en Autriche.

Dès 1940, BJÖRKMAN, tirant la leçon d'expériences conduites en conditions variées d'intensité lumineuse écrivait que les pourcentages d'infection mycorrhizienne correspondants : « seem to speak in

favour of a direct relation existing between the production of carbohydrates and mycorrhizal formation ». Ayant envisagé dans ce travail les relations qui existent entre les photopériodes et la mycorrhization, nous tenterons de relier nos résultats à ceux résumés dans la phrase ci-dessus.

V. Réponse des plants et de leurs symbiotes à des photopériodes variées :

1°) *Réponses propres aux plantules non mycorrhizées.*

Il est bien connu qu'en cultures fortement ombrées le développement des racines est en général faible (par ex. chez les *Pinus taeda* et *silvestris*, les *Quercus robur* et *pedunculata*, l'*Aesculus glabra*, etc...). Peu ramifiées donc chez les plantes croissant en lumière atténuée, les racines portent, en outre, d'abondants poils absorbants. De là à établir une relation entre l'élaboration de glucides et le développement des racines il n'y a qu'un pas qui fut souvent franchi, avec preuves à l'appui il est vrai. Chez l'*Acer pseudoplatanus* la courbe relative à la vitesse de croissance des racines ressemble fort à celle rendant compte des variations de la photosynthèse en fonction des diverses intensités lumineuses mises en œuvre (WASSINK, 1957). Fort instructif est le cas du Pin sylvestre qui, sous 4 % de la lumière du plein découvert n'a pas de racines latérales, lesquelles apparaissent, rares encore, sous 11 %, avant que, aux alentours de 20 % de la pleine lumière, la fertilité du sol n'intervienne (GAST, 1936).

Dans nos expériences n° 1 à 5 (dont les résultats sont rapportés plus haut) nous avons obtenus des résultats en plein accord avec ceux de WEAVER et HIMMEL (1929) et ceux de WASSINK (1957) entre autres. Taisant ici les observations concordantes que nous avons effectuées sur diverses plantes herbacées en culture, nous dirons que, chez le *Cedrus atlantica* et chez les *Pinus silvestris* et *pinaster*, la longueur totale des racines longues et le nombre des racines courtes varient dans le même sens que la photopériode, et cela en l'absence même de complexes mycorrhiziens.

2°) *Réponses propres aux plantules mycorrhizées.*

La constitution de complexes, ou non, serait selon RAWLINGS (1958) déterminante pour la morphologie de l'appareil racinaire. Cet auteur a en effet remarqué que souvent les plants dépourvus de mycorrhizes possèdent des racines beaucoup plus longues que les plants bien mycorrhizés. Il a alors émis l'opinion qu'en l'absence d'associé l'arbre dépenserait ses produits de métabolisme pour produire des racines alors qu'il pourrait en fait mieux utiliser ces substances pour l'élaboration de son appareil aérien. Nous partageons ces vues et pensons qu'en présence de champignons mycorrhizogènes les jeunes amorces latérales, impliquées dans la constitution de mycorrhizes, cessent de s'allonger démesurément par suite de la présence d'un manchon mycélien et des modifications anatomiques qu'elles subissent. A chaque ébauche correspond alors finalement, tantôt une mycorrhize simple, tantôt un ensemble dichotome, tantôt un amas coralloïde infiniment

plus efficace, grâce à son auxiliaire fongique, qu'une banale racine longue pourvue de ses seuls poils absorbants. Ainsi les plants bien mycorrhizés se caractérisent par un système racinaire relativement réduit pour un bel appareil aérien. Un « shoot/root ratio » très élevé, en même temps qu'un appareil aérien spécialement vigoureux, traduisent en général une bonne mycorrhization des plants (*).

3°) *Réponses des associés fongiques :*

« Mycorrhiza was observed in some of the seedlings... its formation seems to be promoted by long days, which calls for further investigation », (WASSINK et WIERSMA, 1955), telle était la seule allusion relative à l'interdépendance entre la photopériode et la constitution de complexes ectotrophes par une essence forestière avant le travail de HACSKAYLO et SNOW (1959) et notre publication de 1960.

Des travaux antérieurs avaient si souvent mis en évidence l'influence de l'*intensité* lumineuse sur l'intensité de la mycorrhization que nous pouvions espérer dégager d'aussi nettes relations entre la valeur de la *photopériode* et le pourcentage de mycorrhizes constituées. De fait les résultats de nos expériences 6, 7, 8 et 9, en plein accord avec ceux obtenus par nos collègues américains, ne laissent guère subsister de doute : pour une espèce donnée, le pourcentage de racines courtes mycorrhizées dépend nettement de la photopériode, les autres conditions (sol, température, humidité, etc...) restant favorables.

VI. Quelques commentaires de nos résultats :

Aux quelques fluctuations expérimentales près, on peut dire que, dans nos essais, la mycorrhization est nulle en 8 heures, moyenne en 12 heures, optimale en 16 heures, sub-optimale en 20 et 24 heures. Il est probable qu'on pourrait constater, suivant les essences, un léger décalage par rapport à ces données, mais nous persistons à penser que, si l'on considère, outre leur mycorrhization, toutes les qualités des plants recherchées par le forestier, la photopériode optimale ne sera jamais éloignée de 14 ou 16 heures.

A la suite d'une aimable suggestion de M. le Prof. VIENNOT-BOURGIN nous avons réalisé l'expérience 6 b, dans le but de déterminer si le fait de protéger le sol des rayons lumineux affecte l'intensité de la mycorrhization. Nous devons reconnaître que les complexes constitués sont devenus plus fréquents. En effet nous avons évalué les pourcentages de mycorrhizes suivants :

— en pots non recouverts :
0 % en 8 h ; 7 % en 12 h ; 26,8 % en 16 h ; 17,9 % en 24 h.

— en pots recouverts par un disque :
0 % en 8 h ; 32,6 % en 12 h ; 36,8 % en 16 h ; 29,7 % en 24 h.

(*) Il faut cependant signaler que des plants à fort « shoot/root ratio » peuvent être produits en dehors de toute mycorrhization, à la faveur d'engrais généreusement dispensés (engrais azotés surtout). Nous avons déjà alerté le reboiseur qui accorde crédit à ces plants « poussés» mais « biologiquement » désarmés.

Il est indiscutable que le disque interposé entre les tubes fluorescents et le sol freine l'élévation de température dans ce dernier, y évite une dessiccation trop rapide, prévient des effets néfastes sur la microflore. Nous ne possédons personnellement que de trop rares données bibliographiques pour étayer ces hypothèses. Il serait donc prématuré de conclure mais de nouveaux essais mériteront d'être effectués, nous nous y emploierons (en même temps que nos essais sur des plantes à mycorrhizes endotrophes se poursuivront).

Ainsi que nous le rappelions dans notre historique un net synchronisme entre l'apparition des premières aiguilles ou le déplissement des premières feuilles et le début de la mycorrhization a été décelé chez divers arbres. Nos résultats relatifs au Pin maritime (exp. 6 a et 8) et au Pin sylvestre (exp. 9) confirment ces données. Les mycorrhizes font défaut chez les plants ne possédant que leurs cotylédons et leur feuillage juvénile. Avec les premières aiguilles secondaires apparaissent les mycorrhizes dont la fréquence est d'autant plus grande que le nombre de ces aiguilles est plus élevé.

Mais quel est le sens profond de cette élévation du nombre des mycorrhizes lorsque le nombre des aiguilles s'élève lui aussi ? N'est-ce pas que la photopériode étant convenable, l'appareil aérien est mieux développé, entraînant une assimilation plus importante et donc de meilleures réserves hydrocarbonées, condition d'une excellente micorrhization ? Si cela est on n'osera guère parler de l'effet de la photopériode sur la mycorrhization, mais plutôt on signalera les liens entre la croissance et la mycorrhization.

Que l'on cultive des plants en photopériodes variées jusqu'à ce qu'ils atteignent tout un « *âge physiologique égal* » (un même nombre d'aiguilles secondaires par exemple), et que l'on compare alors la mycorrhization de ces plants « *physiologiquement* comparables » quoique d'*âge réel* différent, et l'on pourra mettre fin à cette querelle de mots.

Quoi qu'il en soit, par-delà les mots, il faut tirer parti de ce qui est. Nées d'un même semis, soumises à des photopériodes différentes, les plantules connaissent bientôt un inégal développement de leur appareil aérien et, simultanément, un inégal développement de leurs mycorrhizes. Voilà le résultat concret. Peut-être qu'un jour, ayant bien étudié le cas propre à telle ou telle essence précieuse ou d'une reprise délicate, nous serons en mesure de conseiller un « éclairage d'appoint » de nature à :

— stimuler la croissance du plant,
— rendre sa mycorrhization plus précoce.

Nous lui assurerions ainsi :
— une protection contre les agents du damping-off,
— une meilleure résistance à des conditions climatiques difficiles,
— une « garantie » de reprise plus facile dans les sols où jamais cette essence n'a prospéré auparavant,
...entre autres avantages.

SUMMARY.

Effect of photoperiodism upon mycorrhiza-formation in Coniferous seedlings.

Following his experiments the author discusses the concepts of ;

— supplementary artificial light,

— optimal photoperiod concerning coniferous seedlings,

— relationships between soluble carbohydrates content and mycorrhiza-formation.

The main results, concerning *Cedrus atlantica, Pinus pinaster* and *P. silvestris* are the following ones :

— total lenght of long roots and total number of short roots have been found to vary much as does photoperiod,

— percentages of mycorrhizal short roots increase with photoperiod up to optimal values, then decrease,

— high shoot/root ratio is generally related to abundant mycorrhization.

The author calls upon nurserymen to take into consideration the light factor in their plantations.

BIBLIOGRAPHIE.

Baylis (G. T. S.). — Experiments with mycorrhizas of some New-Zealand plants. *Rapp. et Commun. 8e Congr. intern. Bot.,* Paris, sect. 13, 1954, p. 135-136.

Björkman (E.). — Mycorrhiza in Pine and Spruce seedlings grown under varied radiations intensities in rich soils with or without nitrates added. *Medd. fr. Stat. Skogsfors.,* 32, 2, 1940, p. 23-74.

Björkman (E.). — The effect of strangulation on the formation of mycorrhiza in Pine. *Svensk Bot. Tidskr.,* 38, 1, 1944, p. 1-14.

Björkman (E.). — The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest-trees. *Svensk Bot. Tidskr.,* 43, 2-3, 1949, p. 223-262.

Björkman (E.). — Swedish studies on the influence of light upon reproduction in coniferous forest. *Rapp. et Commun. 8e Congr. intern. Bot.,* sect. 13, 1954, p. 93-97.

Bouillenne (R.), Bouillenne-Walrand (M.), Fouarge (M.) et Sironval (C.). — La culture des plantes à la lumière artificielle, 1 brochure, A. C. E. Charleroi, 1952.

Bouillenne (R.), Fouarge (M.). — La lumière artificielle en horticulture. Les tubes « phytor » adaptés à la croissance des végétaux. *Actes du 74e Congr. Ass. Franç. Avanc. des Sc.,* Caen, 1955, p. 300-303.

Boullard (B.). — La mycotrophie chez les Ptéridophytes. *Le Botaniste,* 41, 1957, p. 1-185.

Boullard (B.). — Premières observations concernant l'influence du photopériodisme sur la formation des mycorrhizes. *Mém. Soc. Sc. Nat. et Math. Cherbourg,* 48, 1957-1958, 12 p.

Boullard (B.). — Relations entre la photopériode et l'abondance des mycorrhizes chez l'*Aster Tripolium* L. (Composées). *Bull. Soc. bot. Fr.,* 106, 1959, p. 131-134.

Boullard (B.). — La lumière et les Mycorrhizes. *Ann. Biol.,* 36, 5-6, 1960, p. 231-248.

Bourdeau (P. F.). — Vegetative growth and photosynthesis of *Pinus elliottii* seedlings in relation to photoperiod. *9 th int. bot. Congr., Montréal, vol. II, abstr.,* 1959.

GAST (P. R.). — Studies on the development of conifers in raw humus III. *Meddel. fr. Stat. Skogsfor.*, 29, 1936, p. 587-682.

HACSKAYLO (E.) et SNOW (A. G.). — Relation of soil nutrients and light to prevalence of mycorrhizae on pine seedlings. *Northeast. For. Exp. St., Upper Darby, Penns., Stat. Paper n° 125*, 1959, 13 p.

HARLEY (J. L.). — The early growth of beech seedlings under natural and experimental conditions. *Journ. of Ecol.*, 27, 1959, p. 384-400.

HARLEY (J. L.) et WAID (J. S.). — The effect of light upon the roots of beech and its surface population. *Plant and Soil*, 7, 1955, p. 96-112.

HATCH (A. B.). — The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. *Black Rock For. Bull.*, 6, 1937, 168 pp.

HUBERMANN (M. A.). — Normal growth and development of Southern Pine seedlings in the nursery. *Ecology*, 21, 1940, p. 323-334.

KRAMER (P. J.). — Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of Loblolly Pine seedlings. *Forest Sc.*, 3, 1, 1957, p. 45-55.

MELIN (E.) et NILSSON (H.). — Transport of ^{14}C labelled photosynthate to the fungal associate of Pine mycorrhiza. *Svensk Bot. Tidskr.*, 51, 1957, p. 166-186.

PEYRONEL (B.). — Luce, Humus e Micorrizia. *Atti d. reale Acc. d. Sc. d. Torino*, 75, 1939, 11 pp.

PEYRONEL (B.). — Prime osservazioni sui rapporti tra luce e simbiosi micorrizica. *Ann. Lab. d. Chanousia*, 1940, 18 pp.

RAWLINGS (G. B.). — Some practical aspects of forest mycotrophy. *Proc. of the New Zeal. Soc. of Soil Sci.*, 3, 1958, p. 41-44.

ROBERTSON (N. F.). — Studies of the mycorrhiza of *Pinus silvestris*. I. *The New Phytol.*, 53, 2, 1954, p. 253-283.

ROUSSEL (L.). — Nouvelles observations concernant l'influence de la radiation sur la croissance de certaines essences forestières résineuses. *Rapp. et Commun. 8e Congr. intern. Bot., Paris, sect.* 13, 1954, p. 98-100.

SCHRADER (R.). — Untersuchungen zur Biologie der Erbsenmycorrhiza. *Arch. f. Mikrobiol.*, 32, 1958, p. 81-114.

VAARTAJA (O.). — Photoperiodic ecotypes of trees. *Canad. Journ. of Bot.*, 2, 1954, p. 292-299.

VAARTAJA (O.). — Evidence of photoperiodic ecotypes. *Ecol. Monogr.*, 29, 1959, p. 91-111.

WAREING (P. F.). — Growth studies in woody species. I, II, III. *Physiol. plant.*, 3, 1950, p. 258-276 et p. 300-314 . 4, 1951, p. 41.

WASSINK (E. C.) et WIERSMA (J. H.). — Daylength respones of some forest-trees. *Acta Bot. neerl.*, 4, 1955, p. 657-670.

WASSINK (E. C.). — The study of plant growth in controlled environments. In *Control of the plant environment, London, Butterworths ed.* ; 1 vol., 1957, 240 pp.

WEAVER (J. E.) et HIMMEL (W. J.). — Relation between the development of root systems and shoot under long- and short-day- illumination. *Plant. Physiol.*, 4, 1929, p. 435-459.

WENGER (K. F.). — Light and Mycorrhiza development. *Ecology*, 36, 1955, p. 518-520.